

TARTU ÜLIKOOL  
Loodus- ja täppisteaduste valdkond  
Ökoloogia- ja Maateaduste Instituut  
Botaanika õppetool

Rahel Luik

## **LIIGIRIKKUSE LAIUSKRAADILISE GRADIENDI PÕHJUSED**

Bakalaureusetöö

Bioloogia õppekava

12 EAP

Juhendaja: vanemteadur Pille Gerhold

Tartu 2016

# Kokkuvõte

## Liigirikkuse laiuskraadilise gradiendi põhjused

Liigilise mitmekesisuse laiuskraadiliseks gradiendiks nimetatakse liigirikkuse kasvu või bioloogilist mitmekesisust, mis esineb poolustelt troopikani. See on üks enim tunnustatud mustreid ökoloogias. Madalamatel laiuskraadidel esinevat suurt mitmekesisust ja kõrgematel laiuskraadidel esinevat väikest mitmekesisust üritatakse seletada just läbi mitmekesisuse laiuskraadilise gradiendi.

Seletuseks on pakutud palju erinevaid hüpoteese, mis jaotatakse peamiselt abiootilisteks (geograafilised ja kliima hüpoteesid), biootilisteks (kiskluse ja konkurentsi hüpotees) ja evolutsioonilisteks (evolutsioonilise kiiruse, muuseumi, hälli ja troopikast välja levimise hüpotees) hüpoteesideks.

Välja on pakutud väga palju erinevaid hüpoteese, kuid üldisele selgusele, mis täpselt põhjustab liigirikkuse laiuskraadilist gradienti, pole veel jõutud. Igal hüpoteesil on palju eelduseid ja puuduseid ning enamasti leiab igale hüpoteesile näiteid ka vastupidistest olukordadest. Siiski võib näha mõnda seaduspära, näiteks suur, ühtlase kõrge temperatuuriga piirkond, nagu on troopika, sobib hästi uute liikide evolutsioneerumiseks. Seega võib järeldada, et need tingimused aitavad kaasa troopikas esinevale suurele liigirikkusele. Kuna troopikast väljaspool selliseid tingimusi ei esine, võib see olla põhjus, miks nendes kohtades ei ole nii palju liike.

**Märksõnad:** bioloogiline mitmekesisus, evolutsioon, kliima, troopika, hüpoteesid

## Summary

### Causes of latitudinal gradient in species diversity

The increase in species richness that occurs from the poles to the tropics, often referred to as latitudinal diversity gradient, is one of the most widely recognized patterns in ecology. Latitudinal diversity gradient is used to explain the low diversity at high latitudes and high diversity at low latitudes.

There are many hypotheses suggested to explain the gradient. These hypotheses can be divided into abiotic (geographic and climate hypotheses), biotic (predation and competition hypotheses) and evolutionary (evolutionary speed hypothesis; Museum, Cradle and Out of the tropics hypotheses) hypotheses.

Despite the suggested hypotheses, there is no clarity in the mechanisms that underlie the latitudinal gradient. Every hypothesis has a lot of assumptions and drawbacks and there are counterexamples against most of those hypotheses. However, some constitutionality can be found, for example large, steady high temperature region as the tropics, is well suited for the evolution of new species. It can therefore be concluded that these conditions contribute to the high species richness that occurs in the tropics. Since such conditions do not exist outside of the tropics, it may be a reason why there are not so many species in these places.

**Keywords:** diversity, evolution, climate, tropics, hypotheses

# Sisukord

|   |    |
|---|----|
| Sissejuhatus.....   | 5  |
| 1 Liigirikkuse laiuskraadiline gradient.....                                  | 6  |
| 2 Liigirikkuse laiuskraadilise gradiendi seletamiseks pakutud hüpoteesid..... | 7  |
| 2.1 Abiootilised hüpoteesid.....  | 8  |
| 2.1.1 Geograafilised hüpoteesid.....  | 8  |
| 2.1.1.1 Pindala hüpotees.....   | 8  |
| 2.1.1.2 Kesk-domeeni efekti hüpotees.....                                     | 9  |
| 2.1.2 Kliima hüpoteesid.....  | 10 |
| 2.1.2.1 Karmi kliima hüpotees.....  | 11 |
| 2.1.2.2 Kliima stabiilsuse hüpotees.....                                      | 11 |
| 2.1.2.3 Kliima perioodilise kõikumise hüpotees.....                           | 12 |
| 2.2 Biootilised hüpoteesid.....   | 14 |
| 2.2.1 Konkurentsi hüpotees.....   | 15 |
| 2.2.2 Kiskluse hüpotees.....  | 17 |
| 2.3 Ajaloolised ja evolutsioonilised hüpoteesid.....                          | 18 |
| 2.3.1 Evolutsiooni kiiruse hüpotees.....                                      | 18 |
| 2.3.2 Muuseumi hüpotees.....  | 19 |
| 2.3.3 Hälli hüpotees.....   | 20 |
| 2.3.4 Troopikast välja levimise hüpotees.....                                 | 21 |
| Arutelu.....  | 23 |
| Tänuavaldused.....  | 26 |
| Kirjandus.....  | 27 |

## Sissejuhatus

Mitmekesisuse laiuskraadilise gradiendi põhjustest ja evolutsioonist aru saamine aitab teadlastel selgitada tänapäeva geograafilisi erinevusi bioloogilises mitmekesisuses ning ennustada liikide kohastumist kliimamuutustele. Näiteks tehes ennustusi liikide levimise ja väljasuremise kohta.

Mitmekesisuse määr on troopikas suurem kui kuskil mujal, kuid ei ole selge, kas liike pärineb rohkem troopikast (Hälli hüpotees), troopikas on väljasuremise määr madalam (Muuseumi hüpotees) või mõlemat (Mannion 2014).

Valisin selle teema, kuna liikide ja mitmekesisuse uurimine on huvitav teema ja mitmekesisuse gradiendi teema on asjakohane ka tänapäeval. Kuigi seda teemat on juba palju aastaid uuritud, ei ole veel üldisele selgusele jõutud ja selle tõttu on selle teema uurimine vajalik.

Tutvustan oma töös siiani pakutud hüpoteesid liigirikkuse laiuskraadilise gradiendi kohta ning toon välja nii hüpoteese toetavad faktid kui ka erandid ja vastukäivused.

# 1 Liigirikkuse laiuskraadiline gradient

Bioloogilise mitmekesisuse kasv poolustelt ekvaatori suunas on vanim ja üks peamisi mustrid, mis käsitleb elu Maal (Brown & Lomolino 1998, Rosenzweig 1995). Biolooge on huvitanud liigirikkuse laiuskraadiline suurenemine poolustelt ekvaatorini alates sellistest teadlastest nagu Darwin (1859) ja Wallace (1878). Kuigi seda mustrit märgati juba 19. sajandi alguses, ei olda veel tänapäevalgi liigirikkuse laiuskraadilisest gradiendist täielikult aru saadud. Liigirikkuse laiuskraadilise gradiendi seletuseks on pakutud rohkem kui 100 hüpoteesi, millest enamus sisaldavad mitmeid eelduseid, on omavahel seotud või on liiga spetsiifilised ühe organismigrupi või piirkonna suhtes. On selge, et troopikas erakordselt kõrge liigirikkus või teisest küljest vaadates, aladel väljaspool troopikat võib olla erakordselt madal liigirikkus (Blackburn & Gaston 1996). kuid liigirikkuse mustrid peavad lõppkokkuvõttes sõltuma mehhanismidest (liigiteke, väljasuremine ja levimine), mis otseselt muudavad parasvöötme ja troopika alade liikide arvu, kuid siiani puuduvad rahuldavad selgitused sellele liigirikkuse erinevusele (Jablonski *et al.* 2006, Mittelbach *et al.* 2007).

Liigirikkuse laiuskraadilises gradiendis esineb ka erandeid ja on hästi teada, et see gradient võib sõltuda ruumilisest ulatusest ja taksonoomilisest hierarhiast (Willig *et al.* 2003). Kaasaegsed andmed näitavad, et laiuskraadiline gradient kehtib peaaegu kõigi suuremate maismaa ja vee taksonite puhul (Rohde 1992, Willig *et al.* 2003, Currie *et al.* 2004). Paljudel imetajatel on suurim liigirikkus troopikas (Kaufman 1995), samas kui mõnedel putukatel esineb vastupidine laiuskraadiline gradient (Kouki *et al.* 1994). Enamus informatsioonist pärineb maismaa või mere ökosüsteemidest, samas kui magevee kalad on saanud vähe tähelepanu, kuigi magevees elutseb 20% maakera selgroogsete liikidest (Rohde 1998). Järgnevates peatükkides keskendun taimede liigirikkuse laiuskraadilisele gradiendile, toon aga hüpoteese toetavaid või ümberlukkavaid näiteid ka teistest organismirühmadest.

## **2 Liigirikkuse laiuskraadilise gradiendi seletamiseks pakutud hüpoteesid**

Liigirikkuse laiuskraadilise gradiendi seletamiseks pakutud hüpoteesid jagunevad kõige laiemalt abiootilisteks, biootilisteks ning ajaloolisteks ja evolutsioonilisteks.

Abiootilised hüpoteesid jagunevad geograafilisteks hüpoteesideks ja kliima hüpoteesideks. Geograafiliste hüpoteeside alla kuuluvad pindala hüpotees, mis väidab, et suuremal pindalal elab rohkem liike ning kesk-domeeni efekti hüpotees, mille põhjal liikide levila keskosas (ekvaatoril) on liigirikkus kõige suurem.

Kliima hüpoteesid jagunevad kolmeks. Karmi kliima hüpoteesi kohaselt on troopikas rohkem liike, sest seal valitsevat sooja ja niisket kliimat taluvad rohkemad liigid kui mujal valdavat külmemat kliimat. Kliima stabiilsuse hüpotees väidab, et stabiilse kliimaga aladel elavad liigid ei saa sealt välja levida kuna nad ei talu väljaspool esinevaid kliimamuutusi. Kliima perioodilise kõikumise hüpoteesi kohaselt muutub kliima Milankovitch'i tsüklite tõttu.

Biootilised hüpoteesid jagunevad konkurentsi hüpoteesiks ja kiskluse hüpoteesiks. Konkurentsi hüpoteesis on mitmekesisel keskkonnas suur bioloogiline konkurents liikide vahel. Kiskluse hüpoteesi kohaselt on troopikas palju kiskjaid, kes hoiavad liikide populatsioone ja nendevahelist konkurentsi kontrolli all.

Evolutsioonilised ja ajaloolised hüpoteesid jagunevad evolutsiooni kiiruse hüpoteesiks, muuseumi hüpoteesiks, hälli hüpoteesiks ja troopikast välja levimise hüpoteesiks.

Evolutsiooni kiiruse hüpotees väidab, et kõrgem temperatuur tõstab liigitekke määra ja mutatsioonide sagedust. Hälli hüpoteesi kohaselt pärineb suurem osa liike troopikast. Muuseumi hüpoteesi kohaselt levivad liigid troopikast välja ja evolutsioneeruvad, säilitades troopikas nende algsed liigi variandid. Troopikast välja levimise hüpotees väidab, et troopikas on suur liigitekke määr ja seal tekkivad liigid levivad aja jooksul troopikast välja.

## **2.1 Abiootilised hüpoteesid**

### **2.1.1 Geograafilised hüpoteesid**

#### **2.1.1.1 Pindala hüpotees**

Pindala hüpotees eeldab, et kuna troopilised alad on suuremad kui mittetropilised, elutseb troopilistel aladel rohkem liike. Seda võimendab asjaolu, et troopika ümbritseb ekvaatorit, moodustades ühe pideva piirkonna, samas kui parasvöötme ja polaaralad mõlemal poolkeral on üksteisest isoleeritud (Mannion 2014).

Probleemiks pindala hüpoteesi puhul on tähelepanekud, et tänapäeva tundra, kus on väike liigirikkus, katab suurema ala kui teised mittetropilised piirkonnad ja et 70% maismaast asub põhjapoolkeral, kuid selle liigiline mitmekesisus ei ole püsivalt kõrgem kui lõunapoolkeral (Mannion 2014).

Pindala hüpoteesi mehhanismiks pakutakse seda, et suurematel aladel peaks olema suurem liigitekke määr ja väiksem väljasuremise kiirus ning see võib põhjustada erinevusi mitmekesisuse tasemetes parasvöötmes ja troopikas (Terborgh 1973, Rosenzweig 1995). Pindalal on eeldatavasti positiivne mõju liigiteke määrale sellepärast, et suuremad alad tagavad suuremad liikide levilad ja suurem ala pakub tõenäolisemalt liikidele suuremat ökoloogilist heterogeensust ja/või jagavad geoloogilised barjäärid suurema ala väiksemateks osadeks (Rosenzweig 1995). Kui ala kasvab, võib väheneda väljasuremise tõenäosus, kuna tõuseb populatsiooni keskmine suurus ja suureneb liikide levikuala. Kuid nagu märkisid Chown ja Gaston (2000), see lihtne argument pindala mõjust laiuskraadilise mitmekesisuse gradiendi evolutsioonile ignoreerib asjaolu, et kui liigiline mitmekesisus kasvab, siis populatsiooni suurus ja liikide levikualad võivad väheneda.

Liigirikkus kasvab ala suurenedes ka sellepärast, et ala pindala kasvades kasvab ka elupaikade, bioomide või biogeograafiliste regioonide arv selle sees (Willig *et al.* 2003). Suurematel aladel on niisiis mitmekesisemad elupaigad, mis lihtsustab spetsialiseerumist, kohanemist ja liigiteket



(Willig *et al.* 2003). Ruggiero (1999) toetas ka seda hüpoteesi ulatusliku statistilise analüüsiga imetajate gradientidest Lõuna-Ameerikas, kus ta kontrollis troopiliste liikide olemasolu mittetropilistes bioomides. Seevastu Rohde (1997, 1998) ei pea ala laiuskraadilise mitmekesisuse mõjutajaks. Näiteks, väiksemad troopilised alad Euraasias sisaldavad palju rohkem mageveekalade liike kui suuremad alad parasvöötmes. Lisaks, ulatuslikus süvamere bioomis koos praktiliselt konstantse temperatuuriga toetab vaid murdosa liikidest, mis esinevad sellest palju väiksemas troopilises osas.

Troopika hõlmab enamiku maakera praegusest mandri pinnast (Terborgh 1973) ja seda tähelepanekut on kasutatud, et toetada pindala hüpoteesi mitmekesisuse laiuskraadilise gradiendi evolutsiooni kohta (Rosenzweig 1995). Kuid nagu märkisid Fine ja Ree (2006), troopilised ja väljaspool troopikat asuvad alad on evolutsiooni käigus olnud erineva pindalaga. Seega, kõik pindala hüpoteesid peavad võtma arvesse korrelatsioone aja ja ruumi vahel. Lisaks, liigitekke määr ei pea alati kasvama koos ala suurusega (Chown & Gaston 2000). Suurte levikualadega liikidel võib olla suurem levimise võime ja laiem keskkonna taluvuse määr (Jablonski & Roy 2003). Need on omadused, mis võivad vähendada liigitekke tõenäosust, hõlbustades geenitriivi. Näiteks leiti gastropoodide perekonnal kriidiajastu lõpust tugev negatiivne korrelatsioon liigitekke määra ja ala suuruse vahel (Jablonski & Roy 2003).

### **2.1.1.2 Kesk-domeeni efekti hüpotees**

Kesk-domeeni efekti hüpoteesi pakkusid algselt välja Colwell ja Hurtt (1994). See hüpotees toetub juhuslikule nähtusele, et kui segada liikide levikualad geomeetriliste piirangute sees, siis leidub alati kõige suurem kattuvus keskel. Seega eeldatakse, et ka liigirikkuse maksimumid nihkuvad oma geomeetriliste piirangute keskosa - ekvaatori - suunas (Colwell & Lees 2000, Colwell *et al.* 2004).

On väidetud, et kesk-domeeni efekt on kõige sobivam null mudel, mille vastu liigirikkuse empiirilisi mustreid testida (Colwell & Lees 2000, Jetz & Rahbek 2001) ja selle domeeni piirangud liikide levikule on põhjus liigirikkuse gradiendiks (Willig & Lyons 1998, Colwell &

Lees 2000).

Hetkel käib veel arutelu selle üle, kas kesk-domeeni efekt põhjustab mitmekesisuse laiuskraadilist gradienti, sest empiirilised tõendid selle kohta on sageli nõrgad (Zapata *et al.* 2005).

### **2.1.2 Kliima hüpoteesid**

Kliimat peetakse üldiselt liigirikkuse laiuskraadilise gradiendi peamiseks mõjutajaks (Klopfer 1959, Rohde 1992, Mannion 2014).

Mõned teadlased väidavad, et rohkem liike on seal, kus kliima on soojem ja niiskem (Klopfer 1959, Mannion 2014), teised, kus kliima on stabiilsem (Klopfer 1959, Klopfer & MacArthur 1960). Mõned autorid oletavad, et rohkem liike on kohtades, kus keskkond on produktiivsem (Connell & Orias 1964). Mitmekesisuse gradiendid on seotud ka selliste keskkonnateguritega nagu temperatuur ja niiskus (Fischer 1960). Ka bioomide mitmekesisus maal ja merel on suurim suhteliselt kõrge ja püsiva temperatuuriga kliimades, mida leidub näiteks troopikas, ja väheneb järk-järgult sesoonsemas ja külmas kliimas, mis valitseb kõrgematel laiuskraadidel (Fischer 1960).

Nii Darwin (1859) kui ka Wallace (1878) tegid ettepaneku, et kohastumised parasvöötmes on reguleeritud karmi kliima poolt, samas kui kohastumised troopilistes piirkondades on tingitud biotilistest interaktsioonidest: stabiilses ekvatoriaalses piirkonnas ei ole primaarset võitlust kliimaga. Ka Dobzhansky (1950) pakkus, et suhteliselt leebe, stabiilne troopiline kliima soosib kohasusi vastuseks biotilistele interaktsioonidele, samas karm parasvöötme kliima soosib kohasusi füüsilisele keskkonnale.

### **2.1.2.1 Karmi kliima hüpotees**

Üks kliimaga seotud hüpotees on kliima karmuse hüpotees, mis väidab, et laiuskraadiline mitmekesisus võib esineda lihtsalt sellepärast, et vähesed liigid suudavad füsioloogiliselt taluda tingimusi, mis esinevad suurematel laiuskraadidel, kui neid, mis on väiksematel. Sest kõrgematel laiuskraadidel on sageli külmem ja kuivem kui troopilistel laiuskraadidel (Malik *et al.* 2015). Currie *et al.* (2004) leidis vea selles hüpoteesis, väites, et kuigi on selge, et kliima tolerantsus võib piirata liikide levikut, on sellest hoolimata näha, et liigid sageli puuduvad aladelt, mille kliima on neile sobiv.

Troopika saab rohkem päikesevalgust kui teised alad, mis soodustab taimede suurenenud produktiivsust. See võib kaasa tuua suuremad taimede kui primaarsete produtsentide elujõulised populatsioonid, mis omakorda toetab liike kõrgemal toiduahelas (Mannion 2014). Selle mehhanismi kriitika põhineb asjaolul, et suurem päikesekiirguse hulk troopikas suurendab küll produktiivsust ja biomassi, aga ei seleta, miks see biomass tuleks jaotada rohkematesse individidesse ja need individid rohkematesse liikidesse (Blackburn & Gaston 1996).

Kõrgemad temperatuurid troopikas võivad põhjustada ka lühemat generatsiooniaega ja kõrgemat mutatsioonide määra, hoogustades liigiteket (Rohde 1992).

### **2.1.2.2 Kliima stabiilsuse hüpotees**

Sarnaselt karmi kliima hüpoteesile, on kliima stabiilsust pakutud laiuskraadilise mitmekesisuse gradiendi põhjuseks (Klopfer 1959, Mannion 2014). Troopikas on palju väiksem aastaajaline varieeruvus kui väljaspool troopikat, mis võib põhjustada selle, et troopilised liigid ei suuda toime tulla varieeruva abiootilise keskkonnaga (Mannion 2014).

See hüpotees väidab, et kuna kõrgematel laiuskraadidel on pigem muutlik kliima, siis liigid, mis seal elavad, on võimelised taluma suuremaid keskkonnamuutuseid. Nendel liikidel peaksid seega olema laiemad niššid ja nad peaksid suutma levida üle laiemate kliimaatiliste tingimuste. Need

järeldused on kooskõlas Janzeni (1967) ennustustega, et mäekurud kujutavad endast suuremat füsioloogilist takistust troopilistele organismidele kui parasvöötme liikidele, sest troopilistel organismidel peaksid olema kitsamad niššid. Kui kliimatingimused varieeruvad laiuskraaditi, siis liigid, mis esinevad üle suurte laiuskraadide vahemike, peaksid definitsiooni järgi kogema suuremat üldist kliimatingimuste ulatust, aga mitte tingimata igas konkreetsetes elupaigas. Kliima muutlikus esineb üle laiuskraadide, üle kõrguste ja ookeani sügavuskihtide mitmel pool maailmas (Janzen 1967, Stevens 1989).

Üks selle hüpoteesi mehhanisme on, et samas kui ebastabiilne keskkond võib suurendada väljasuremisi või välistada spetsialiseerumise, siis stabiilne keskkond võimaldab liikidel spetsialiseeruda kindlale ressursile, lubades neile kitsamaid nišše ja lihtsustades liigiteket (Klopfer 1959). Asjaolu, et parasvööde on muutuvam nii aastaajaliselt kui ka geoloogilises ajaskaalas, võib olla põhjuseks, miks parasvöötmes on väiksem liigiline mitmekesisus kui troopikas (Malik *et al.* 2015).

Teiseks mehhanismiks on pakutud seletada kliima stabiilsust organismide, mitte keskkonna seisukohalt. Nimelt selleks, et elus püsida ja edukalt keskkonda ära kasutada, peab liik olema piisavalt kohanemisvõimeline (Pianka 1966).

Kliima stabiilsuse hüpoteesi kriitika põhineb asjaolul, et pakutud mehhanismidel on palju erandeid. Näiteks esineb väike liigirikkus sageli stabiilses keskkonnas nagu troopiline mäetipp (Brown & Lomolino 1998). Lisaks on paljudes suure liigilise mitmekesisusega elupaikades ebastabiilne kliima, näiteks hooajaliste sademetega troopilistes piirkondades (Brown & Lomolino 1998).

### **2.1.2.3 Kliima perioodilise kõikumise hüpotees**

Maa orbiidi ja pöörlemistelje perioodiline muutus tekitab märgatavat kliima muutust ajaskaalal 10 - 100 000 aastat, mida nimetatakse Milankovitch'i tsükliks. Dynesius & Jansson (2000) märkisid, et Milankovitch'i tsükkel on suurem suurematel laiuskraadidel ja järeldasid, et need

orbiidi muutusest mõjutatud kliimamuutused võiksid soodustada neid liike, millel on suurem levimisvõime ja mis seega saavad valida soodsamaid elutingimusi. Suurem levimisvõime võiks omakorda vähendada liigitekke määra parasvöötmes, soodustades üldisemaid kohastumusi (Dynesius & Jansson 2000). Paraku puuduvad selle hüpoteesi otsesed empiirilised testid ja ei ole selge, kuidas võiks eristada kliima looduslikku kõikumist laiuskraadilise erinevuse põhjusena teistest mehhanismidest (Mittelbach *et al.* 2007). Milankovitch'i võnkumised ja liikide suurenenud levimisvõime suurematel laiuskraadidel võib mõjutada ka väljasuremiste kiirust (Mittelbach *et al.* 2007). Väljasuremise määr on eeldatavasti kõrgem suurematel laiuskraadidel suuremate kliimaatiliste variatsioonide tõttu, kuid liikide suuremad levilad võivad vähendada väljasuremise tõenäosust (Dynesius & Jansson 2000). Haffer (1969) näitas, et kiimamuutused koos Pleistotseenis toimunud jäätumistega hõlbustasid liigiteket väikestel laiuskraadidel, sest liigid koondusid troopikasse asustamata kuivadele aladele. Need Pleistotseenis toimunud muutused on liiga hilised, et tekitada mitmekesisuse gradienti, mis on kestnud üle 100 000 aasta (Crame 2001), kuid need võivad aidata kaasa praeguste mitmekesisuse mustrite kujunemisele. Kuid palünoloogiliste andmete alusel kahtlevad teadlased Amazonase kuivuses Pleistotseeni ajal (Colinvaux *et al.* 1996).

## 2.2 Biootilised hüpoteesid

Wallace (1878), Dobzhansky (1950), Fischer (1960) ja MacArthur (1969) pakkusid välja, et biootilised interaktsioonid on soodustanud troopika suure liigirikkuse teket. Dobzhansky (1950) tegi ettepaneku, et suhteliselt healoomuline, stabiilne troopiline kliima soosis kohastumisi biootilistele interaktsioonidele ja ta vaatas looduslikku valikut troopikas kui "loomingulist protsessi, mis võib viia uute elukorralduste tekkimisele".

Biootiliste interaktsioonide suurem tähtsus võib suurendada nišside hulka, mille abil liike saab eristada (Vermeij 2005). Kuna iga uus nišši telg toob kaasa geomeetrilise kasvu võimalike nišside arvus (MacArthur 1969), siis biootiliste interaktsioonide suurem tähtsus võiks oluliselt suurendada võimalusi diferentseerumisele ja seega ka liigitekkele. Lisaks, koos suureneva troopilise liigirikkusega väheneb keskmine liikide tihedus, seega peaks olema suurem juhuslikkus liigilises koosseisus. Erinevused kohalikus koosluses võivad soodustada erinevaid kohasusi igas isoleeritud populatsioonis, kui liigid arenevad koos kohapeal, mis võib tekitada palju suurema varieeruvuse kohasustes ja palju suurema liigitekke võimaluse (Thompson 1994).

Kas biootilised interaktsioonid on troopikas tugevamad kui parasvöötmes? Coley ja Barone (1996) leidsid oluliselt suurema herbivooria määra troopika puudel, vaatamata troopiliste taimede kõrgemale herbivooria vastasele kaitstusele.

Dobzhansky (1950) väidab, et troopikas on abiootiline keskkond elusorganismidele kahtlemata soodsam: vihmametsades on vaja suhteliselt vähe panustada, et kindlustada toit, ja näib, et toidu kogus on harvem piiravaks teguriks populatsiooni kasvule troopilistel liikidel kui see on mittetroopilistele. Aga bioloogiline keskkond troopikas on tõenäoliselt karmim ja nõudlikum: organismid peavad olema valvel, et nad ei nakatuks parasiitidega (Dobzhansky 1950). Seega muudab asjaolu, et abiootiliselt soodsaid keskkondi asustab reeglina palju liike, nende omavahelised suhted väga keerulisteks (Dobzhansky 1950).

Empiirilised uuringud biootiliste interaktsioonide kohta mööda laiuskraadilist gradienti on andnud erinevaid tulemusi. Paljud uuringud on toetanud ideed, et kiskluse, herbivooria ja parasitismi tase on kõrgem väikestel laiuskraadidel (Morrow & Fox 1989, Pennings *et al.* 2007).

Kuid paljud uuringud on leidnud vastupidiseid tulemusi (Gaston *et al.* 2004, Adams & Zhang 2009). On saadud ka ilma selge mustrita tulemusi: Peco *et al.* (2014) leidis, et seemnete ärasöömise määr selgrootutel kasvab laiuskraadiga, aga väheneb selgrootute puhul.

Vazques ja Stevens (2004) tulid põhjaliku meta-analüüsiga mutualistlike ja antagonistlike interatsioonide kohta mere ja maismaa keskkondades järeldusele, et on vähe tõendeid laiuskraadi üldisest mõjust nišši laiusele ning selle kohta, et troopilised interaktsioonid oleks seetõttu vähem spetsialiseerunud.

Uusim meta-analüüs näitab, et enamus siiani kogunenud empiirilistest tõenditest ei toeta ideed, et interaktsioonid on üldiselt troopikas tugevamad või rohkem spetsialiseerunud (Moles & Ollerton 2016).

Biootiliste interaktsioonide hüpoteesiga on tihedalt seotud biootilise vastastikmõju hüpotees, mis ennustab, et tunnused, mis on seotud biootiliste interaktsioonidega, peaksid arenema troopilistes taksonites kiiremini kui parasvöötme omades. Biootiliste vastastikmõjude hüpotees on praktiliselt uurimata nii teoreetiliselt kui ka katseliselt. Et seda hüpoteesi testida, tuleks uurida tunnuste lahknevuse ulatust parasvöötme ja troopika taksonite vahel, funktsioonina geneetilisest kaugusest, või hinnata tunnuste evolutsiooni kiirust kasutades fülogeneetilisi meetodeid (Collar *et al.* 2005). Tulemused näitaksid, kas biootilised vastastikmõjud toetavad kohasuste arengut rohkem troopikas kui parasvöötmes (Mittelbach *et al.* 2007).

### **2.2.1 Konkurentsi hüpotees**

Konkurentsi hüpoteesile panid aluse Dobzhansky (1950) ja Williams (1964) tööd. Selle hüpoteesi algne idee oli selles, et looduslik valik parasvöötmes on kontrollitud peamiselt füüsilise keskkonna ohtlikkusest, samas kui bioloogiline konkurents muutub üha olulisemaks osaks evolutsioonist troopikas. Selle tõttu on suurem piirang toidutüüpidele ja elupaiga nõuetele troopikas ning rohkem liike saab koos eksisteerida ühises elupaigas. Mitmekesisemates keskkondades on konkurents ressursside pärast tugevam ja niššid väiksemad. Dobzhansky

(1950) rõhutab, et looduslik valik võtab troopikas teistsuguse suuna, sest seal esineb harva organismide surmaga lõppevaid katastroofilisi loodusnähtusi nagu põud ja külm. Ta märgib, et katastroofiline suremus põhjustab tavaliselt valikut suurenenud sigivuse ja/või kiirenenud arengu ja paljunemise, mitte konkurentsivõime ja liikidevaheliste koostoimete suunas. Dobzhansky (1950) ennustab, et troopilised liigid on kõrgemalt arenenud ja omavad peenemaid kohasusi kui parasvöötmes elavad liigid, kuna neil on rohkem suunatud suremus ja konkurentsi suurem osatähtsus.

Dobzhansky (1950) toob näite troopilisest metsast, mis oma arvukate puuliikidega toetab paljusid putukaliike, millest igaüks toitub ühest või mitmest taimeliigist. Teisest küljest aga, mida rohkem on konkureerivaid liike ühel territooriumil, seda vähem avatuks muutub kooslus nendele liikidele hõivamiseks. Kui puudub konkurents, siis liigid kipuvad täitma kõik elupaigad, mida nad on võimelised kasutama. Kui on olemas konkureerivad liigid, siis igaüks neist on sunnitud tagasi pöörduma nendesse elupaikadesse, millega nad on kõige paremini kohastunud ja kus neil on suur tõenäosus ellu jääda (Dobzhansky 1950).

Fischer (1960) märgib, et konkurents organismide vahel troopikas on nii ilmne sellepärast, et liikide hulk seal on väga suur. Ta väidab ka, et kui bioomis on väike mitmekesisus, siis suur osa konkurentsist toimub sama liigi isendite vahel (Fischer 1960). Seda efekti suurendab see, kui liigid annavad palju järglasi, nagu teevad paljud kõrgematel laiuskraadidel elavad taimed ja loomad. Ka on pakutud, et troopiliste loomade ilmselge häbelikkus ja varjamine kinnitavad fakti, et isendite vahel on äärmiselt terav konkurents (Dobzhansky 1950).

Samas on tänapäevaks teada, et ülalkirjeldatud konkurentsi mehhanismid ei ole üle organismirühmade üldkehtivad ning puudutavad parimal juhul ainult limiteerivast sarnasusest tingitud konkurentsi (MacArthur & Levins 1967). Tänapäeval eristatakse ka teisi konkurentsi tüüpe nagu näiteks nõrgemate konkurentide väljatõrjumine, mille heaks näiteks on lühemakasvuliste taimede väljatõrjumine valguskonkurentsis (HilleRisLambers *et al.* 2012). Sellega seoses võib väita, et konkurentsi hüpotees laiuskraadilise mitmekesisuse gradiendi põhjustajana on suures osas uurimata.



### 2.2.2 Kiskluse hüpotees

On väidetud, et kiskjaid (ja/või parasiite) on rohkem troopikas ja et need hoiavad üksikuid saakpopulatsioone piisavalt kontrolli all, et alandada konkurentsi taset nende vahel (Paine 1966). See langenud konkurentsi tase võimaldab uute vahepealsete saagi tüüpide lisandumist ja kooseksisteerimist, mis omakorda toetab uute kiskjate teket.

Selle hüpoteesi kohaselt on konkurents saakloomade vahel troopikas nõrgem kui parasvöötmes. Seega oleks võimalik teha test nende kahe hüpoteesi - kiskluse ja konkurentsi hüpoteesi - vahel, tingimusel, et konkurentsi tugevus on mõõdetav. Samuti, kui kiskluse hüpotees peab paika, siis koosluse struktuur peaks nihkuma koos mitmekesisuse laiuskraadilise gradiendiga. Kui kooslus levib mööda gradienti ja muutub mitmekesisemaks, siis peaks tõusma ka kiskjaliikide osakaal. Tõendid sellise nihke kohta troopilises keskkonnas mööda mitmekesisuse gradienti on andnud Grice ja Hart (1962). Need autorid esitavad andmeid, mis näitavad, et kiskjaliikide hulk mere zooplanktonis kasvab koos mitmekesisuse laiuskraadilise gradiendiga. Sarnane nihe koosluse struktuuris iseloomustab ka sisalike maapealset liigilise mitmekesisuse gradienti Põhja-Ameerika kõrbetes (Pianka 1966). Fryer (1959, 1965) on väitnud, et kisklus suurendab migratsiooni ja liigiteket, mille tagajärjel suureneb liigiline mitmekesisus mõnedel Aafrika järve kaladel.

## 2.3 Ajaloolised ja evolutsioonilised hüpoteesid

Ajalooliselt ja evolutsiooniliselt võib liigirikkuse laiuskraadilist gradient vaadelda sõltuvana kahest tegurist: kui kiiresti liigid tekivad ja kui kiiresti nad välja surevad (Jablonski *et al.* 2006). Nende kahe teguri kiiruse ja omavaheliste kombinatsioonide kirjeldamiseks on püstitatud erinevaid hüpoteese.

### 2.3.1 Evolutsiooni kiiruse hüpotees

Rohde (1992) pakkus välja evolutsioonilise kiiruse hüpoteesi, mis leiab, et liigirikkus suureneb troopika suunas, sest temperatuur põhjustab liigitekke määra tõusu. See tähendab, et temperatuur tõstab evolutsiooni kiirust. Temperatuuri laiuskraadilistest mustritest tuleneb lühem generatsiooni aeg, kõrgem mutatsioonide määr ja kiirenenud valikusurve troopikas, mis koos suurendavad liigitekke määra ja selle tagajärjel ka liigirikkust (Rohde 1992).

Rohde (1992) käsitles kolme põhilist seletust molekulaarse evolutsiooni määrale: lühem generatsiooni aeg, temperatuuri otsene mõju mutatsioonimäärale ja mutatsioonimäära kiirenemine füsioloogiliste protsesside kiirenemise tõttu. Neid seletusi on nüüdseks laiendatud ja täpsustatud; lisatud on metabolismi määr, UV-kiirguse ja populatsiooni suuruse mõju (Crame 2002, Clarke & Gaston 2006). Et täielikult mõista, kuidas molekulaarse evolutsiooni määr võiks mõjutada liigirikkuse gradienti, on oluline aru saada, kuidas ja miks need näitajad võivad üldse mõjutada molekulaarse evolutsiooni määra.

Rohde (1992) näitas üht selle hüpoteesi nõrka külge: põlvkondade arv aastas on mõne taksoni puhul tõepoolest negatiivses seoses laiuskraadiga (troopikas on rohkem põlvkondi), aga lühikesed generatsiooniajad ei vii alati kiiremale evolutsioonimäärale.

### 2.3.2 Muuseumi hüpotees

Muuseumi hüpoteesi kohaselt on troopikas konstantne liigitekke määr ja madal väljasuremise määr, mis kokku põhjustavad suurema liikide arvu (Jablonski *et al.* 2006).

Muuseumi hüpotees oletab, et kui keskkond, kus liigid tekivad, ei muutu aja jooksul väga palju, siis seal säiluvad algsed liigid ning selle tõttu on troopikas suurem liigirikkus (Laursen 2013).

Muuseumi hüpoteesi mehhanismiks on pakutud ka seda, et kui suurema geograafilise levikuga liigid on tunduvalt püsivamad ja sellised leviku ulatused on tüüpilised troopikas, siis troopika peaks toimima kui mitmekesisuse muuseum, kus on madal väljasuremise kiirus (Chown & Gaston 2000).

Samas on väidetud, et kuigi troopika on oma olemuselt muuseum pikemaajalise stabiilsuse tõttu, siis see stabiilsus võib olla hoopis evolutsioonilise vananemise ja liigitekke puudumise tagajärg mõnedes taksonites (mis võib lõppkokkuvõttes tähendada suuremat stabiilsust; Fjeldsa 1994).

Mõned autorid on aga näidanud, et troopikas on liikide väljasuremine siiski suhteliselt sagedane nähtus (Stenseth 1984). Seega troopilised liigid (vähemalt troopilise vihmametsa liigid) peaksid püsima ainult lühikese (geoloogilise) aja jooksul. Selle tulemusena võib troopilist vihmametsa pidada halvaks muuseumiks. Kuid kuna troopilises vihmametsas on rohkem liike kui parasvöötme boreaalsetes metsades, võib see suurem liikide arv troopikas viia arvamusele, et troopika on hea muuseum (Stenseth 1984).

Stebbins (1974) väitis, et troopika on muuseum sellepärast, et troopilised taksonid on looduses primitiivsed. Tänapäevase süstemaatika järgi, kus taksonid on määratletud liigitekke evolutsioonilise aja, mitte üldiste sarnasuste järgi, tähendab see, et troopika on muuseum, sest seal on ebaproportsionaalselt suur arv plesiomorfseid taksoneid (need, mis säilitavad primitiivsed omadused, samal ajal aga puuduvad neil evolutsiooni jooksul saadud omadused).

Jablonski *et al.* (2006) näitasid, et troopika on muuseum selles mõttes, et enamustel mittetroopilistel taksonitel on troopiline päritolu. Aga nad näitasid ka, et praegu eksisteerivatest perekondadest on mittetroopilised perekonnad tavaliselt vanemad. See näitab, et mittetroopilistel

aladel võib olla madalam väljasuremismäär sugukonna kohta. Kui see on tõsi, siis troopika ei oleks muuseum vastavalt väljasuremise määra kriteeriumitele. Et teha kindlaks, milline geograafiline piirkond on muuseum väljasuremismäära kriteeriumite järgi, tuleb teada troopiliste ja troopikaväliste alade endeemide suhtelisi väljasuremise kiiruseid. Jablonski *et al.* (2006) hindasid troopiliste endeemide väljasuremise kiirust, aga ei suutnud eristada väljasuremise määra mittetroopilistel endeemidel ja kosmopoliitsetel taksonitel.

### 2.3.3 Hälli hüpotees

Troopika kui hälli mudelis on liigitekke määr troopikas kõrgem kui parasvöötmes ja väljasuremise määr on konstantne (Jablonski *et al.* 2006).

On leitud, et enamike suuremate taksonite puhul näib troopiline vihmamets olevat pigem mitmekesisuse häll kui muuseum, sest liigitekke on prognooside kohaselt troopikas suurem kui enamikes teistes maailma piirkondades (Stenseth 1984). Leiti, et troopilisi vihmametsi iseloomustab pidev kõrge määraga evolutsioon, samas kui boreaalseid metsi iseloomustab ebaühtlane evolutsioon. Samas ei sobi troopiline vihmamets siiski ideaalseks hälli mudeliks, sest seal on ka kõrge ka väljasuremise määr (Stenseth 1984).

Jablonski *et al.* (2006) tegid kindlaks, et enamus mere kahepoolmelistest, kes ilmusid maakerale viimase 11 miljoni aasta jooksul, tekkisid troopikas: uuringu tulemused näitasid, et olenemata sellest, kus nad tänapäeval elavad, leidis rohkem kui 70% uuritud kahepoolmelistest esmalt troopikas. See näitab, et troopika on tõenäoliselt peamine häll ülejäänud maailma kahepoolmeliste mitmekesisusele. Leidude põhjal võib ka väita, et troopikas on väljasuremine vähem tõenäoline: 11 miljoni aasta jooksul on troopikas välja surnud ainult 30 kahepoolmelist, väljaspool troopikat aga 107 (Jablonski *et al.* 2006). Troopikas toimuvatel väljasuremistel võivad aga olla kaugemaleulatuvad tagajärjed, sest katkeb peamine uute liikide tekke allikas, mille tõttu võib väheneda bioloogiline mitmekesisus kogu maailmas (Jablonski *et al.* 2006).

On leitud ka, et hälli hüpoteesi kohaselt võis väike hulk liike rännata troopikasse enne, kui nad

mitmekesisustid paljudeks uuteks liikideks (Laursen 2013). On pakutud, et kui mingi liigirühm pärineb väljastpoolt troopikat, levib aga troopikasse ning mitmekesistub seal, ja kui osad tekkinud liikidest rändavad taas troopikast välja, siis oleks troopikaväline ala hälliks kõrgemal taksonoomilisel tasandil. Samas troopika oleks häll madalamal taksonoomilisel tasandil (Marshall 2006).

Hälli hüpoteesi testimine on natuke raskendatud sellepärast, et liikide ajaloolised ja evolutsioonilised andmed troopilistelt aladelt võivad olla lünklikud, mistõttu keskmine taksonite vanus võib tunduda noorem. Ka on troopilisi fossiile vähem uuritud kui parasvöötme omi (Jablonski 1993, Smith 1994) ja need säilivad troopilises kliimas halvemini (Smith 1994). Seega võivad tunduda troopilised taksonid nooremad kui sarnased taksonid parasvöötmes (Smith 1994).

#### **2.3.4 Troopikast välja levimise hüpotees**

Troopikast välja levimise hüpotees väidab, et troopilised piirkonnad on evolutsiooniliselt kõrge liigitekke määra ja madala väljasuremise määraga ning liigid liiguvad ajalooliselt troopikast välja mittetropiilistele aladele (Jablonski *et al.* 2006).

Troopikast välja levimise hüpotees (Jablonski *et al.* 2006) väidab, et kuigi enamus klaade pärineb troopikast, kipuvad nad laiendama oma levikut parasvöötme laiuskraadidele, muutes laiuskraadilised üleminekud fülogeneetiliste liinide vahel tavaliseks ja põhjustades suure osa parasvöötme taksonite pärinemise troopikast (Jansson *et al.* 2013).

Globaalne kahepoolmeliste perekondade analüüs viimase 11 miljoni aasta jooksul toetab troopikast välja levimise mudelit, sest enamus kahepoolmeliste taksoneid pärineb troopikast ja on levinud sealt pooluste poole, kaotamata oma elupaiku troopikas (Jablonski *et al.* 2006).

Märkimisväärne ajaline viivitus (~5 mega aastat) troopiliste klaadide tekkel ja nende sisenemisel parasvöötmesse viitab sellele, et troopikast välja levimine on klaadide alusel harva esinev. Klaadid, millel on troopikas suurem mitmekesisuse määr, laienevad kõige tõenäolisemalt

troopikast välja. See viitab sellele, et kõrge liigitekke määr soodustab troopikast välja levimise dünaamikat. Kuigi temperatuuri taluvuse suurenemine on oluline troopikast välja levimisel, siis enamusel üle laiuskraadide levinud klaadidel on troopikas ruumiliselt ühtne temperatuuri taluvus (Jablonski *et al.* 2013).

Perekondades, mis ilmusid troopikasse hilises Miotseenis-Pleistotseenis ja seega ilmselgelt osalesid troopikast välja levimise dünaamikas, domineerib tänapäeval mittetroopiline mitmekesisus. Liike, mis esinevad nii troopikas kui ka väljaspool troopikat, nimetatakse sildliikideks (ingl. k. *bridge species*). 95% tänapäevastest perekondadest, mis esinevad nii troopikas kui väljaspool, sisaldavad vähemalt ühte elavat sildliiki ning sildliikide arv ületab eranditult mittetroopiliste liikide arvu enamikes nendes perekondades läbi kogu Kenosoikumi (Jablonski *et al.* 2013).

Tänapäevase sildliikide jaotuse põhjal ei saa kindaks teha, kust need liigid pärit on. Kuid Jablonski *et al.* (2013) uuringu põhjal on 69% liikidest, mille kõige varasemad fossiilid pärinevad troopikast, tänapäeval sildliigid. See viitab sellele, et paljud sildliigid pärinevad troopikast ja levivad kõrgematele laiuskraadidele, kandes seega oma perekonnad troopikast välja (Jablonski *et al.* 2013).

Ilmselt määravad paljud tegurid seda, millised klaadid troopikast välja levivad. Perekondade ja liikide laienemine troopikast välja võib tuleneda seega lihtsalt liigitekke survest – suurem liigiteke troopikas annab suurema potentsiaalse populatsiooni, mis kannaks klaadi pooluste suunas (Simberloff 2009). Alternatiivselt võib troopikast välja levivatel klaadidel olla tavaline liigitekke määr, aga neil on palju geograafiliselt laialt levinud ja seega väljasuremisele vastupidavaid liike (Jablonski *et al.* 2013).

## Arutelu

Mitmekesisuse laiuskraadilise gradiendi seletamine on biogeograafidele ja ökoloogidele raske ülesanne. Pakutud on palju erinevaid hüpoteese, mis näitab, et ei ole leitud ühte kindlat toimivat mehhanismi. Igale hüpoteesile leidub liikide leviku hulgas mõni erand ja mõned mehhanismid sisaldavad mitmeid eeldusi, et need üldse toimiks.

Pindala hüpoteesi kohaselt on rohkem liike suure alaga piirkondades, nagu seda on troopika (Mannion 2014). Aga kuna ka näiteks tundra ala on suure pindalaga, aga seal on vähe liike (Mannion 2014), siis see hüpotees ei saa väga hästi paika pidada. Ka asjaolu, et kui ühel suurel alal tekib palju uusi liike, siis peaksid liikide levikualad väiksemaks muutuma (Chown & Gaston 2000), ei toeta seda hüpoteesi.

Kesk-domeeni efekti hüpotees väidab, et liikide levikualade kattuvus on kõige suurem levila keskosas (ekvaatoril) (Colwell & Lees 2000, Colwell *et al.* 2004). Kuna selle hüpoteesi kohta on vähe tõendeid ja vastuväiteid, siis praeguste andmete põhjal võib seda hüpoteesi tõeseks pidada.

Kliima karmuse hüpoteesi kohaselt on troopikas rohkem liike, sest ülejäänud aladel valitsev kliima ei ole paljudele liikidele talutav (Malik *et al.* 2015). Kuna troopikas olev soe ja niiske kliima arvatavasti sobib paljudele liikidele, tundub see hüpotees väga sobilik. Aga leidub ka olukordi kus mingil alal on liigile sobilik kliima, aga selles kohas ei esine seda liiki, nagu leidsid Currie *et al.* (2004).

Kliima stabiilsuse hüpoteesi kohaselt on liike rohkem kohas, kus on väike aastaajaline varieeruvus (Mannion 2014). Kuna troopikas on väga ühtlane kliima, siis seal elavad liigid ei ole võimelised sealt välja levima teistes piirkondades esineva varieeruva kliima tõttu (Mannion 2014). Troopikas saavad liigid seega kohaneda väiksematele niššidele, samas kui väljaspool troopikat asuvad liigid peavad toime tulema ka kliimast tingitud muutustega (Klopfer 1959). Sellele hüpoteesile on ka paar vastuväidet, näiteks mõnes stabiilse kliimaga alal esineb vähe liike (Brown & Lomolino 1998) ja hooajaliste sademetega troopilistes piirkondades esineb palju liike (Brown & Lomolino 1998).

Kliima perioodilise kõikumise hüpotees väidab, et Milankovitch'i tsüklitest tulenevad

kliimamuutused võiksid soodustada suurema levimisvõimega liike (Dynesius & Jansson 2000). Suurem levimisvõime soodustab ka üldisemaid kohastumusi, mis seletaks miks parasvöötmes on väike liigitekke määr (Dynesius & Jansson 2000). Kuna ühel liigil on palju erinevaid kohastumuse tunnuseid, siis iga uus kohasus ei tekita kohe uut liiki ja kuna troopikas on liigid väheste kohastumustega, võib uus kohastumus tekitada uue liigi. Seda, kas see hüpotees on tõene või mitte, on raske kontrollida, sest Milankovitch'i tsüklite periood on väga pikk ja ajalooliste andmete leidmine selle kohta on arvatavasti väga raske.

Konkurentsi hüpoteesi kohaselt on troopikas suur bioloogiline konkurents (Dobzhansky 1950). Selle tõttu on seal suurem piirang toidutüüpidele ja elupaikadele ning seega saab rohkem liike koos eksisteerida. Aga konkurents troopikas võib olla suur ka sellepärast, et liike on väga palju. Tänapäevaks on ka teada, et see mehhanism pole üldkehtiv ja eristatakse ka teisi konkurentsi tüüpe nagu näiteks nõrgemate konkurentide väljatõrjumine (HilleRisLambers *et al.* 2012), mille puhul liigirikkuse laiuskraadiline gradient on veel uurimata.

Kiskluse hüpoteesi kohaselt on troopikas rohkem kiskjaid, kes hoiavad saagipopulatsioone kontrolli all (Paine 1966). Kuna troopikas on palju liike, siis kiskjatel on võimalus spetsialiseeruda ja seega on ka võimalik paljude uute kiskjaliikide teke. Seega paljude taimtoiduliste loomaliikide arv võiks toetada suurenenud kiskjaliikide arvu ja seega on see hüpotees troopikas toetatud.

Evolutsiooni kiiruse hüpotees väidab, et liigirikkus kasvab troopika suunas kuna temperatuur põhjustab liigitekke määra tõusu (Rohde 1992). Samas on leitud ka, et põlvkondade arv aastas võib küll olla negatiivses seoses laiuskraadiga, aga lühikesed generatsiooniajad ei vii alati kiiremale generatsioonimäärale (Rohde 1992).

Muuseumi hüpoteesi kohaselt on troopikas konstantne liigitekke määr ja madal väljasuremise määr (Jablonski *et al.* 2006). Samas võib keskkonna stabiilsus olla evolutsioonilise vananemise ja liigitekke puudumise tagajärg (Fjeldsa 1994). On ka näidatud, et troopikas on liikide väljasuremine suhteliselt sagedane ja seega on troopika halb muuseum.

Hälli hüpotees väidab, et troopikas on kõrge liigitekke määr ja konstantne väljasuremise määr (Jablonski *et al.* 2006). Samas on vihmametsas ka kõrge väljasuremise määr (Stenseth 1984). Kuna hälli hüpoteesi on raske testida ajalooliste andmete lünklikuse tõttu (näiteks fossiilid



säiluvad troopilises kliimas halvemini kui parasvöötmes), siis on taksonite vanust raske hinnata ja hüpoteesi keeruline kontrollida.

Troopikast välja levimise hüpoteesi kohaselt on liigid pärit troopikast ja levivad sealt välja (Jablonski *et al.* 2006). Kuna troopikast on leitud palju algsete tunnustega liike (Jablonski *et al.* 2006) ja troopika lähedusest mitmeid arvatavasti nendest edasi evolutsioneerunud liike (Jablonski *et al.* 2013), on see hüpotees praegu arvestatav.

Kokkuvõtvalt võib öelda, et välja on pakutud palju hüpoteese, aga üldisele selgusele pole veel jõutud, sest enamustele hüpoteesidele leiab ka mitmeid vastuväiteid. Ka on enamus hüpoteese veel lõpuni uurimata ja andmed nende kohta on lünklikud. Uurimist vajaksid veel näiteks biootilised hüpoteesid, et saada paremini aru liikidevahelistest suhetest ja evolutsioonilised hüpoteesid, sest vajalikke ajalooliseid andmeid ei ole veel piisavalt, et hüpoteese toetada. Näiteks on biootiliste hüpoteeside puhul uurimata, kas biootiliste interaktsioonidega seotud tunnused arenevad troopilistes taksonites kiiremini kui parasvöötme omades. Tuleks uurida tunnuste lahknevuse ulatust parasvöötme ja troopika taksonite vahel, funktsioonina geneetilisest kaugusest, või hinnata tunnuste evolutsiooni kiirust kasutades fülogeneetilisi meetodeid. Uurimata on ka konkurentsi hüpotees uue, alles hiljuti ökoloogias eristatud konkurentsiüübi, nõrgemate konkurentide väljatõrjumise puhul. Tänapäevased molekulaarsed ja fülogeneetilised meetodid aitaksid selgitada biootiliste interaktsioonide ja evolutsiooniliste hüpoteeside mehhanisme.

## **Tänuavaldused**

Tahaks tänada oma juhendajat Pille Gerholdi, kes on mind väga palju aidanud ja toetanud lõputöö valmimisel.

## **Kirjandus**

Adams, J. M., Zhang, Y. 2009. Is There More Insect Folivory in Warmer Temperate Climates? A Latitudinal Comparison of Insect Folivory in Eastern North America. *Journal of Ecology* 97: 933-940.

Blackburn, T. M., Gaston, K. J. 1996. A Sideways Look at Patterns in Species Richness, or Why There Are So Few Species Outside the Tropics. *Biodiversity Letters* 3: 44-53.

Brown, J. H., Lomolino, M. V. 1998. *Biogeography*. Sinauer. Sunderland, MA: 1-624.

Chown, S. L., Gaston, K. J. 2000. Areas, Cradles and Museums: the Latitudinal Gradient in Species Richness. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 311-315.

Clarke, A., Gaston, K. J. 2006. Climate, Energy and Diversity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 273: 227-2266.

Coley, P. D., Barone, J. A. 1996. Herbivory and Plant Defenses in Tropical Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.

Collar, D. C., Near, T. J., Wainwright, P. C. 2005. Comparative Analysis of Morphological Diversity: Does Disparity Accumulate at the Same Rate in Two Lineages of Centrarchid Fishes? *Evolution* 59: 1783-1794.

Colinvaux, P. A., De Oliveira, P. E., Moreno, J. E., Miller, M. C., Bush, M. B. 1996. A Long Pollen Record from Lowland Amazonia: Forest and Cooling in Glacial Times. *Science* 274: 85-88.

Colwell, R. K., Hurtt, G. C. 1994. Nonbiological Gradients in Species Richness and a Spurious Rapoport Effect. *The American Naturalist* 144: 570-595.

Colwell, R. K., Lees, D. C. 2000. The Mid-Domain Effect: Geometric Constraints on the Geography of Species Richness. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 70-76.

Colwell, R. K., Rahbek, C., Gotelli, N. J. 2004. The Mid-Domain Effect and Species Richness Patterns: What Have We Learned So Far? *The American Naturalist* 163: E1-E23.

- Connell, J. H., Orias, E. 1964. The Ecological Regulation of Species Diversity. *The American Naturalist* 98: 399-414.
- Crame, J. A. 2001. Taxonomic Diversity Gradients Through Geological Time. *Diversity and Distributions* 7: 175-189.
- Crame, J. A. 2002. Evolution of Taxonomic Diversity Gradients in the Marine Realm: a Comparison of Late Jurassic and Recent Bivalve Faunas. *Paleobiology* 28: 184-207.
- Crowell, K. L. 1962. Reduced Interspecific Competition Among the Birds of Bermuda. *Ecology* 43: 75-88.
- Currie, D. J., Mittelbach, G. G., Cornell, H. V., Field, R., Guegan, J.-F., Hawkins, B. A., Kaufman, D. M., Kerr, J. T., Oberdorff, T., O'Brien, E., Turner, J. R. G. 2004. Predictions and Tests of Climate-Based Hypotheses of Broad-Scale Variation in Taxonomic Richness. *Ecology Letters* 7: 1121-1134.
- Darwin, C. 1859. *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. New York, NY: D. Appleton and Company.
- Dobzhansky, T. 1950. Evolution in the Tropics. *American Scientist* 38: 209-221.
- Dynesius, M., Jansson, R. 2000. Evolutionary Consequences of Changes in Species' Geographical Distributions Driven by Milankovitch Climate Oscillations. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97: 9115-9120.
- Fine, P. V. A., Ree, R. H. 2006. Evidence for a Time-Integrated Species Area Effect on the Latitudinal Gradient in Tree Diversity. *The American Naturalist* 168: 796-804.
- Fischer, A. G. 1960. Latitudinal Variations in Organic Diversity. *Evolution* 14: 64-81.
- Fjeldsa, J. 1994. Geographical Patterns for Relict and Young Species of Birds in Africa and South America and Implications for Conservation Priorities. *Biodiversity & Conservation* 2: 207-226.
- Fryer, G. 1959. Some Aspects of Evolution in Lake Nyasa. *Evolution* 13: 440-451.
- Fryer, G. 1965. Predation and Its Effects on Migration and Speciation in African Fishes: a Comment. *Journal of Zoology* 144: 301-310.

- Gaston, K. J., Grenney, D. R., Thurlow, M., Hartley, S. E. 2004. The Geographical Range Structure of the Holly Leaf-Miner. IV. Effects of Variations in Host Plant Quality. *Journal of Animal Ecology* 73: 911-924.
- Grice, G. D., Hart, A. D. 1962. The Abundance, Seasonal Occurrence and Distribution of the Epizooplankton Between New York and Bermuda. *Ecological Monographs* 32: 287-309.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian Forest Birds. *Science* 165: 131-137.
- HilleRisLambers, J., Adler, P. B., Harpole, W. S., Levine, J. M., Mayfield, M. M. 2012. Rethinking Community Assembly Through the Lens of Coexistence Theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43: 227-248.
- Jablonski, D. 1993. The Tropics as a Source of Evolutionary Novelty Through Geological Time. *Nature* 364: 142-144.
- Jablonski, D., Belanger, C. L., Berke, S. K., Huang, S., Krug, A. Z., Roy, K., Tomasovych, A., Valentine, J. W. 2013. Out of the Tropics, But How? Fossils, Bridge Species, and Thermal Ranges in the Dynamics of the Marine Latitudinal Diversity Gradient. *PNAS* 110: 10487-10494.
- Jablonski, D., Roy, K. 2003. Geographical Range and Speciation in Fossil and Living Molluscs. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270: 401-406.
- Jablonski, D., Roy, K., Valentine, J. W. 2006. Out of the Tropics: Evolutionary Dynamics of the Latitudinal Diversity Gradient. *Science* 314: 102-106.
- Jansson, R., Rodriguez-Castaneda, G., Harding, L. E. 2013. What Can Multiple Phylogenies Say About the Latitudinal Diversity Gradient? A New Look at the Tropical Conservatism, Out of the Tropics, and Diversification Rate Hypotheses. *Evolution* 67: 1741-1755.
- Janzen, D. H. 1967. Why Mountain Passes are Higher in the Tropics. *The American Naturalist* 101: 233-249.
- Jetz, W., Rahbek, C. 2001. Geometric Constraints Explain Much of the Species Richness Pattern in African Birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98: 5661-5666.
- Kaufman, D. M. 1995. Diversity of New World Mammals: Universality of the Latitudinal Gradients of Species and Bauplans. *Journal of Mammalogy* 76: 322-334.

- Klopfer, P. H. 1959. Environmental Determinants of Faunal Diversity. *The American Naturalist* 93: 337-342.
- Klopfer, P. H., MacArthur, R. H. 1960. Niche Size and Faunal Diversity. *The American Naturalist* 94: 293-300.
- Kouki, J., Niemelä, P., Viitasaari, M. 1994. Reversed Latitudinal Gradient in Species Richness of Sawflies (Hymenoptera, Symphyta). *Annales Zoologici Fennici* 31: 83-88.
- Laursen, L. 2013. Why the Tropics Are an Evolutionary Hotbed.
- MacArthur, R. H. 1969. Patterns of Communities in the Tropics. *Biological Journal of the Linnean Society* 1: 19-30.
- MacArthur, R. H., Levins, R. 1967. The Limiting Similarity, Convergence and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* 101: 377-385.
- Malik, P. K., Bhatta, R., Takahashi, J., Kohn, R., Prasad, C. S. 2015. Livestock Production and Climate Change. *CABI* 6.
- Mannion, P. D. 2014. The Latitudinal Biodiversity Gradient Through Deep Time. *Trends in Ecology & Evolution* 29: 42-50.
- Mannion, P. D. 2014. Patterns in Palaeontology: The latitudinal Biodiversity Gradient. *Palaeontology Online* 4: 1-8.
- Marshall, C. R. 2006. Fossil Record Reveals Tropics as Cradle and Museum. *Science* 314: 66-67.
- Mittelbach, G. G, Schemske, D. W., Cornell, H. V., Allen, A. P., Brown, J. M., Bush, M. B., Harrison, S. P., Hurlbert, A. H., Knowlton, N., Lessios, H. A., McCain, C. M., McCune, A. R., McDade, L. A., McPeck, M. A., Near, T. J., Price, T. D., Ricklefs, R. E., Roy, K., Sax, D. F., Schluter, D., Sobel, J. M., Turelli, M. 2007. Evolution and the Latitudinal Diversity Gradient: Speciation, Extinction and Biogeography. *Ecology Letters* 10: 315-331.
- Moles, A. T., Ollerton, J. 2016. Is the Notion that Species Interactions are Stronger and More Specialized in the Tropics a Zombie Idea? *Biotropica*: 1-5.
- Morrow, P. A., Fox, L. R. 1989. Estimates of Pre-Settlement Insect Damage in Australian and North American Forests. *Ecology* 70: 1055-1060.

- Paine, R. T. 1966. Food Web Complexity and Species Diversity. *The American Naturalist* 100: 65-75.
- Peco, B., Laffan, S. W., Moles, A. T. 2014. Global Patterns in Post-Dispersal Seed Removal by Invertebrates and Vertebrates. *Plos One* 9.
- Pennings, S. C., Zimmer, M., Dias, N., Sprung, M., Dave, N., Ho, C.-K., Kunza, A., McFarlin, C., Mews, M., Pfauder, A., Salgado, C. 2007. Latitudinal Variation in Plant-Herbivore Interactions in European Salt Marshes. *Oikos* 116: 543-549.
- Pianka, E. R. 1966. Convexity, Desert Lizards, and Spatial Heterogeneity. *Ecology* 47: 1055-1059.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal Gradients in Species Diversity: A Review of Concepts. *The American Naturalist* 100: 33-46.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal Gradients in Species Diversity: The Search for the Primary Cause. *Oikos* 65: 514-527.
- Rohde, K. 1997. The Larger Area of the Tropics Does Not Explain Latitudinal Gradients in Species Diversity. *Oikos* 79: 169-172.
- Rohde, K. 1998. Latitudinal Gradients in Species Diversity. Area Matters, But How Much? *Oikos* 82: 184-190.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press.
- Ruggiero, A. 1999. Spatial Patterns in the Diversity of Mammal Species: A Test of the Geographic Area Hypothesis in South America. *Ecoscience* 6: 338-354.
- Simberloff, D. 2009. The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 81-102.
- Smith, A. B. 1994. *Systematics and the Fossil Record: Documenting Evolutionary Patterns*. Blackwell Science.
- Stebbins, G. L. 1974. *Flowering Plants: Evolution Above the Species Level*. London: Arnold XVIII, 399p. Illustrations. General.

- Stenseth, N. C. 1984. The Tropics: Cradle or Museum? *Oikos* 43: 417-420.
- Stevens, G. C. 1989. The Latitudinal Gradient in Geographical Range: How so Many Species Coexist in the Tropics. *The American Naturalist* 133: 240-256.
- Terborgh, J. 1973. On the Notion of Favorableness in Plant Ecology. *The American Naturalist* 107: 481-501.
- Thompson, J. N. 1994. *The Coevolutionary Process*. University of Chicago Press.
- Vazquez, D. P., Stevens, R. D. 2004. The Latitudinal Gradient in Niche Breadth: Concepts and Evidence. *The American Naturalist* 164: E1-E19.
- Vermeij, G. J. 2005. From Phenomenology to First Principles: Toward a Theory of Diversity. *Proceedings-California Academy of Sciences* 56.
- Wallace, A. R. 1878. *Tropical Nature, and Other Essays*. Macmillan and Company.
- Williams, C. B. 1964. *Patterns in the Balance of Nature*. Academic.
- Willig, M. R., Kaufman, D. M., Stevens, R. D. 2003. Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 273-309.
- Willig, M. R., Lyons, S. K. 1998. An Analytical Model of Latitudinal Gradients of Species Richness with an Empirical Test for Marsupials and Bats in the New World. *Oikos* 81: 93-98.
- Zapata, F. A., Gaston, K. J., Chown, S. L. 2005. The Mid-Domain Effect Revisited. *The American Naturalist* 166: E144-E148.



## **Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks**

Mina, Rahel Luik (sünnikuupäev: 22.11.1993),

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose Liigirikkuse laiuskraadilise gradiendi põhjused, mille juhendaja on vanemteadur Pille Gerhold,
  - 1.1.reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;
  - 1.2.üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.
2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, 19. mai 2016